

Evolución de los sistemas sexuales no hermafroditas en Asteraceae

 R. Torices ^{1,2}

(1) Área de Biodiversidad y Conservación, Depto. Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos, 28933 Móstoles. Madrid. España.

(2) Área de Botánica, Departamento de Ciencias Agroforestales, Universidad de Valladolid, 42004 Soria, España.

➤ Recibido el 25 de marzo de 2009, aceptado el 1 de abril de 2009.

 Torices, R. (2009) Evolución de los sistemas sexuales no hermafroditas en Asteraceae. *Ecosistemas* 18(2):109-115.

La mayoría de las especies de angiospermas son hermafroditas, tienen flores bisexuales con estambres y pistilos (Yampolsky y Yampolsky, 1922). Sin embargo, la naturaleza modular de las plantas ha favorecido que a partir de las primeras angiospermas hermafroditas (Doyle 1998) hayan evolucionado distintas estrategias de distribución de los gametos en diferentes flores y/o individuos dando lugar a una gran variedad de sistemas sexuales (**Fig. 1**, Lloyd 1979; Barrett 2002). Comprender el origen y mantenimiento de esta diversidad de sistemas sexuales en las plantas ha sido uno de los principales objetivos de la biología evolutiva desde Darwin (1877).

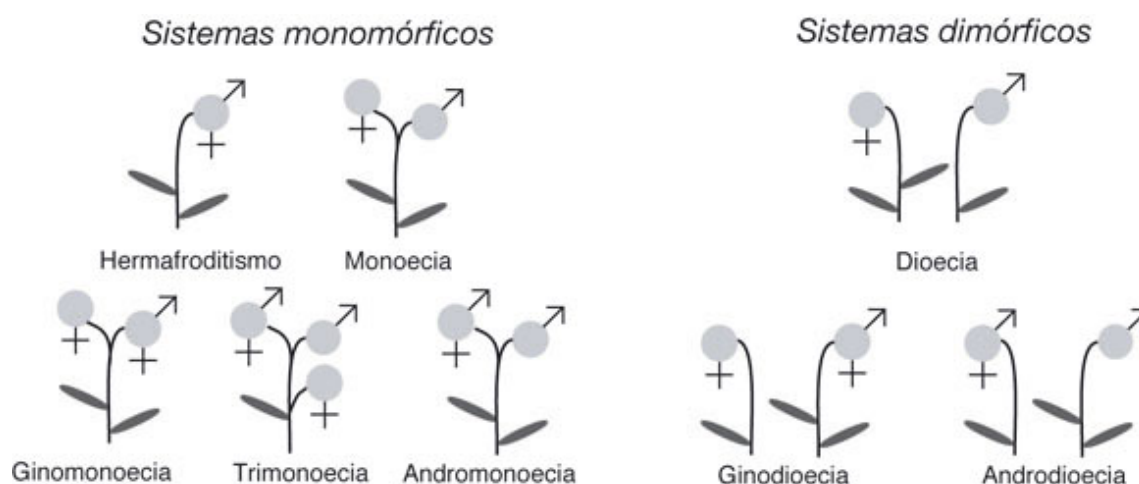


Figura 1. Representación gráfica de los sistemas sexuales en plantas. Las flores y su sexo son dibujadas como círculos grises. En los sistemas monomórficos, tanto los gametos femeninos como masculinos son producidos por el mismo individuo; mientras que en los sistemas dimórficos, alguna de las funciones sexuales está segregada en individuos unisexuales. Androdioecia – flores masculinas y bisexuales sobre plantas diferentes. Andromonoecia – flores masculinas y bisexuales sobre la misma planta. Dioecia – flores masculinas y femeninas sobre plantas diferentes. Ginodioecia – flores femeninas y bisexuales sobre plantas diferentes. Ginomonoecia – flores femeninas y bisexuales sobre la misma planta. Hermafroditismo – plantas con flores bisexuales. Monoecia - flores unisexuales tanto masculinas como femeninas sobre la misma planta. Trimonoecia – flores femeninas, masculinas y bisexuales sobre la misma planta.

En esta tesis se exploró la evolución de los sistemas sexuales a diferentes escalas y aproximaciones metodológicas en la familia más diversa de angiospermas, Asteraceae. Se usó el método comparado para identificar la naturaleza y número de las transiciones evolutivas entre los sistemas sexuales, mientras que los mecanismos implicados en los cambios evolutivos se evaluaron a una escala poblacional, en varias especies modelo.

Reconstrucción filogenética de la evolución de sistemas sexuales en Asteraceae

Cerca de la mitad de los 1597 géneros estudiados mostró un sistema sexual no hermafrodita, incluyendo todos los sistemas sexuales principales excepto la androdioecia (**Fig. 2**). La principal particularidad fue la gran abundancia de taxa ginomonoicos comparado con el total de las angiospermas. Además, toda esta diversidad de sistemas han evolucionado directa o indirectamente a partir de un ancestro hermafrodita (**Fig. 3**).

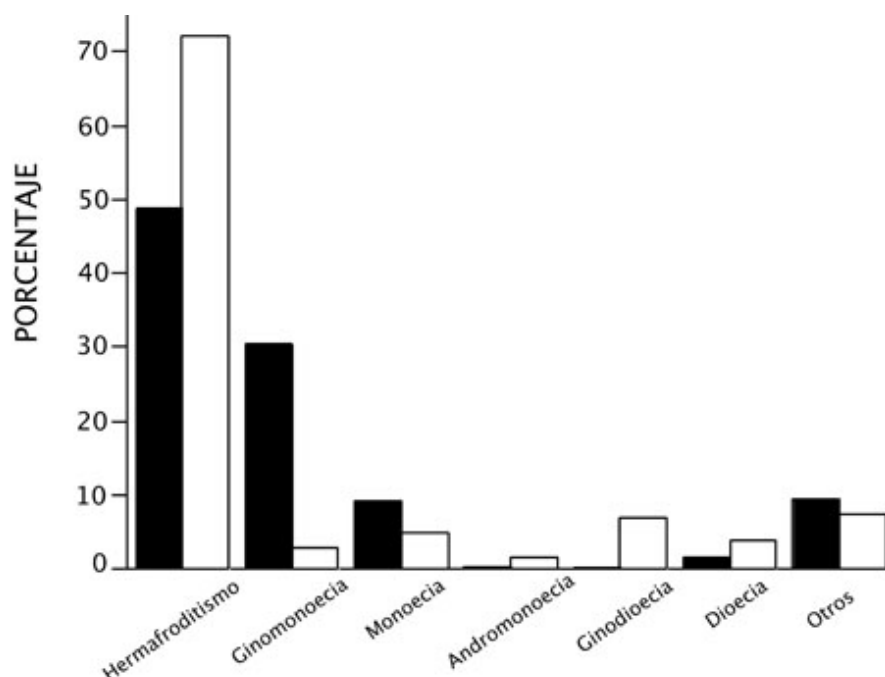
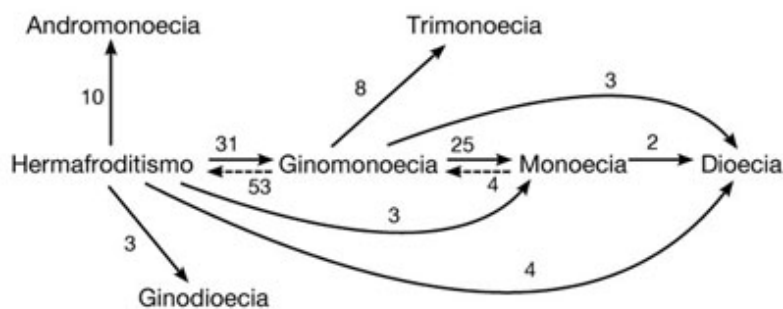
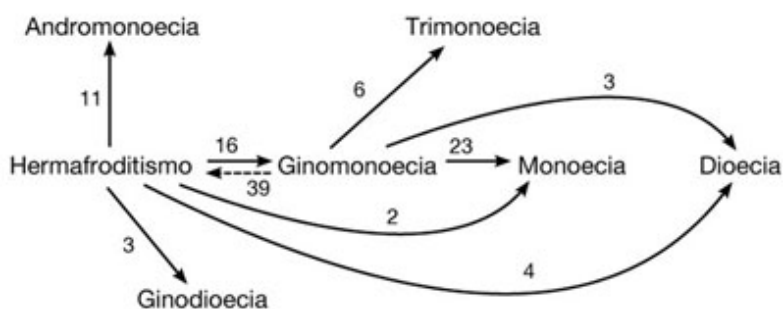


Figura 2. Frecuencia de taxa con diferentes sistemas sexuales en Asteraceae (barras negras) y en angiospermas (barras blancas). Los datos referentes a las angiospermas fueron obtenidos de Yampolsky y Yampolsky (1922), mientras que los datos de Asteraceae fueron recopilados para esta tesis a partir de monografías de la familia (Bremer 1994, Anderberg et al. 2007)

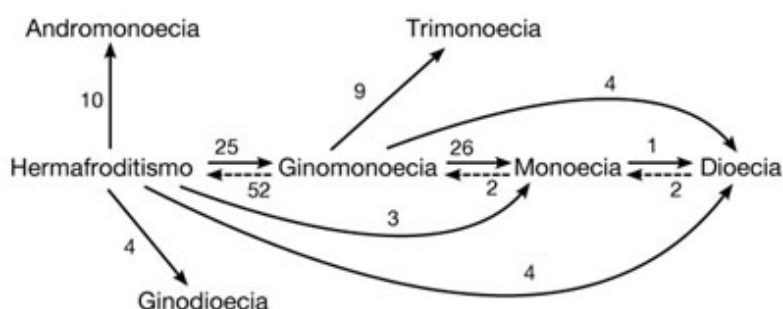
A. Reconstrucción estocástica



B. Reconstrucción por máxima verosimilitud



C. Reconstrucción por máxima parsimonia



D. Tasas relativas de cambio en la reconstrucción estocástica

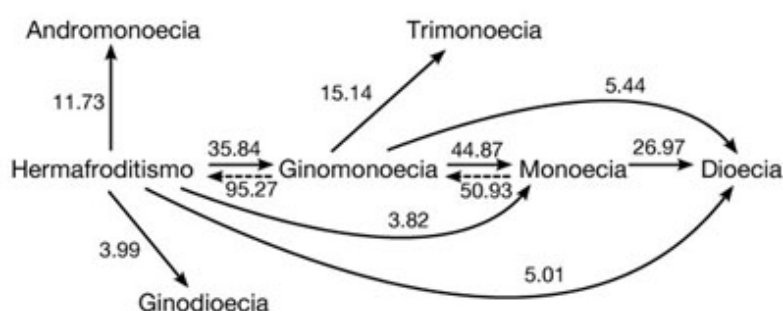


Figura 3. Transiciones evolutivas principales entre sistemas sexuales en Asteraceae. Las transiciones representadas fueron reconstruidas en al menos el 95% de las simulaciones. Se indica (A) el número absoluto de cambios para cada transición para la reconstrucción bayesiana, (B) el número absoluto de cambios para la reconstrucción por máxima verosimilitud, (C) el número absoluto de cambios para la reconstrucción por máxima parsimonia, (D) las tasas relativas de transición (como porcentajes) que muestran la probabilidad de que en una rama haya un cambio de un determinado estado a otro. (A) y (D) son los resultados con un prior no informativo: $E(T) = 0,50$ y $SD(T) = 0,50$; y 100000 simulaciones.

La dioecia se originó a partir de tres vías evolutivas (**Fig. 3**). La monoecia fue inferida como el intermediario evolutivo de uno o dos de los géneros dioicos estudiados. Esta vía evolutiva es una de las más exploradas y ya ha sido previamente propuesta para otros grupos de angiospermas (Barrett 2002). Sin embargo, las otras dos vías, desde el hermafroditismo y desde la ginomonoecia (**Fig. 3**), fueron transiciones inesperadas que suscitan la duda sobre la ausencia de algún estado intermedio. No obstante, el gran número de transiciones directas hacia la dioecia desde el hermafroditismo y la escasa importancia de la ginodioecia invita a una re-evaluación teórica del origen de la dioecia directamente desde el hermafroditismo (Lewis 1942; Anderson 1979; Ross 1982.).

Las transiciones evolutivas más frecuentes entre sistemas sexuales se produjeron entre el hermafroditismo, la ginomonoecia, y la monoecia (**Fig. 3**). Los otros dos sistemas monomórficos considerados, la andromonoecia y la trimonoecia, fueron ramas laterales de la vía principal (**Fig. 3**). Esta vía principal conectó el hermafroditismo con la dioecia a través de la ginomonoecia y la monoecia siguiendo un gradiente de especialización en el sexo de las flores que se ajusta a las predicciones derivadas de la hipótesis para explicar el origen de la dioecia por la teoría de la selección sexual (Willson 1979; Bawa y Beach 1981).

Efectos de posición y su papel en la evolución de los sistemas sexuales monomórficos

Una característica destacable de la expresión sexual en Asteraceae es el patrón posicional en el sexo de las flores dentro de las inflorescencias (Burt 1977). Cuando una inflorescencia presenta flores unisexuales, las flores femeninas están dispuestas en las posiciones más externas, mientras que las flores masculinas están en las posiciones más internas del capítulo (Anderberg et al. 2007). Este patrón posicional también se ha observado en el tamaño de los frutos dentro de los capítulos de especies hermafroditas. Los frutos más externos son habitualmente más grandes que los más internos (Burt 1977). Este patrón se ha explicado tradicionalmente por la competencia por los recursos entre flores y/o frutos, donde las flores proximales, que normalmente se desarrollan primero, tienen un acceso preferente a los recursos que las siguientes flores (Wyatt 1982; Diggle 1995), si bien también se ha propuesto que este patrón puede ser debido a limitaciones impuestas por la arquitectura de la inflorescencia (Diggle 1995). Para cotejar si estos factores influían en el tamaño de los frutos se realizó un experimento de retirada de flores en distintas posiciones con la especie *Tragopogon porrifolius* L. (**Fig. 4**). Los resultados de este experimento sugieren que la variación en el tamaño de los frutos dentro de las inflorescencias de *T. porrifolius* fue principalmente debida a la competencia por los recursos entre frutos y flores. No obstante, la arquitectura de los capítulos produjo una asimetría en el acceso a los recursos, donde las flores más internas fueron las más limitadas.

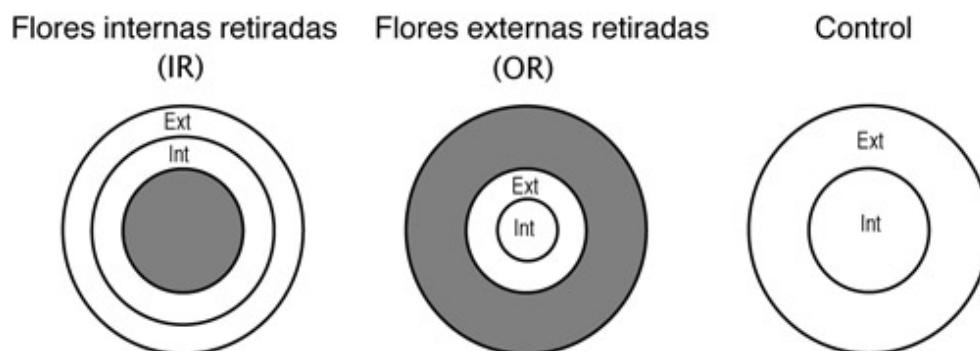


Figura 4. Representación gráfica de los tres tratamientos aplicados a los capítulos de *T. porrifolius* en el experimento de retirada de flores. Las flores eliminadas se muestran en gris. En cada tratamiento los frutos restantes se separaron en el laboratorio entre externos (Ext) e internos (Int).

Estos efectos de posición en el tamaño de los frutos dentro de las inflorescencias podrían derivar con el tiempo en efectos de posición en el sexo de las flores (**Fig. 5**). La función masculina sería suprimida en las flores más externas, donde sus semillas más grandes tendrán mayores perspectivas de éxito, mientras que la función femenina sería suprimida en las flores más internas, debido a las peores perspectivas de éxito de sus semillas más pequeñas. Bajo estas circunstancias, la teoría de asignación sexual predice que la asignación a las funciones femeninas o masculinas se incrementará en aquellas posiciones donde la función femenina o masculina tenga más probabilidad de éxito (Charnov, 1982).

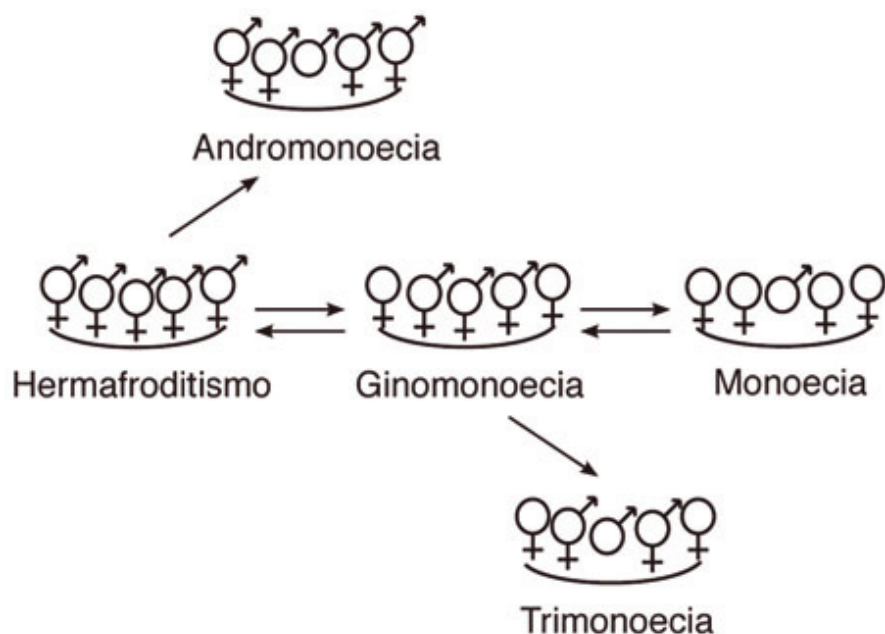


Figura 5. La evolución de los sistemas sexuales monomórficos a partir de un ancestro hermafrodita. En cada sistema se muestra la posición dentro del capítulo de las flores bisexuales, femeninas y masculinas.

Para explorar esta hipótesis se realizó un estudio comparado en un linaje más específico, la tribu Inuleae, en la cuál se examinó si la diferencia entre el tamaño de los frutos externos e internos estaba relacionada con la evolución de los sistemas sexuales. El análisis filogenético mostró que la evolución de los efectos de posición en el tamaño de los frutos, y la evolución de varios rasgos de las inflorescencias, incluidos la densidad de flores por capítulo y el tamaño de los frutos, fueron consistentes con la hipótesis de que los efectos de posición influyen en la evolución de los sistemas sexuales en Inuleae.

Tanto la reconstrucción de la historia evolutiva de los sistemas sexuales, como la manipulación fenotípica realizada, sugieren que la segregación sexual dentro de capítulos es debida a las diferencias en la asignación óptima de recursos en diferentes posiciones de un mismo capítulo generadas por las diferentes perspectivas de éxito de las funciones sexuales en las diferentes posiciones del capítulo (Fig. 5).

Un último comentario sobre la ginomonoecia

La evolución de la ginomonoecia, el sistema sexual no hermafrodita más común en esta familia, ha sido interpretada como un mecanismo que favorece la fertilización cruzada (Burt 1977), pero la existencia de sistemas de auto-incompatibilidad en varias especies ginomonoicas no apoya esta hipótesis (Lloyd 1979). En Asteraceae, se ha sugerido la asociación entre flores femeninas y la presencia de una corola ligulada como una posible explicación de la abundancia de la ginomonoecia en esta familia (Bawa y Beach 1981). No obstante, en todas las especies ginomonoicas de Asteraceae las flores femeninas están siempre rodeando el grupo central de flores bisexuales en cada capítulo (Burt 1977). Los efectos de posición sobre el tamaño de los frutos podrían explicar por qué la producción "extra" de flores femeninas se dispone siempre en las posiciones más externas; mientras que las corolas liguladas deberían ser desplegadas en posiciones externas para poder incrementar el despliegue floral del capítulo. Es decir, la correlación entre flores femeninas y corolas liguladas podría ser por lo tanto provocada por la acción de al menos dos presiones selectivas diferentes y no ser una relación de causa-efecto entre el desarrollo de las lígulas y la especialización en función femenina de las flores externas (Torices y Anderberg 2009).



Figura 6. Inflorescencia de la especie trimonoica *Phalacrocarpum oppositifolium* subsp. oppositifolium. Sobre sus lígulas se observa una araña de la familia Thomisidae.

Referencias

- Anderberg, A.A., Baldwin, B.G., Bayer, R.G., Breitwieser, J., Jeffrey, C., Dillon, M.O., Eldenäs, P., Funk, V., García-Jacas, N., Hind, D.J.N., Karis, P.O., Lack, H.W., Nesom, G., Nordenstam, B., Oberprieler, Ch., Panero, J.L., Puttock, C., Robinson, H., Stuessy, T.F., Sussana, A., Urtubey, E., Vogt, R., Ward, J. y Watson, L.E. 2007. Compositae. En: Kadereit J. W. y C. Jeffrey, C. (eds.). *The families and genera of flowering plants*, vol. 8, pp. 61-588, Springer, Berlin, Alemania.
- Anderson, G.J. 1979. Dioecious *Solanum* species of hermaphroditic origin is an example of a broad convergence. *Nature* 282:836-838.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3:237-284.
- Bawa, K.S. y Beach, J.H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:254-274.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae: Clades and classification*. Timber Press, Portland, EEUU.
- Burt, B.L. 1977. Aspects of diversification in the capitulum. En: Heywood, V.H., Harborne, J.B. y Turner, B.L. (eds.). *The biology and chemistry of the Compositae*. vol. 1. pp. 41-59. Academic Press, Londres, Reino Unido.

- Charnov, E.L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, EEUU.
- Darwin, C.R. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, Londres, Reino Unido.
- Diggle, P. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:531-552.
- Doyle, J.A. 1998. Phylogeny of vascular plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:567-599.
- Lewis, D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. *Biological Review* 17:46-67.
- Lloyd, D.G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany* 17:595-606.
- Ross, M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. *American Naturalist* 119:297-318.
- Torices, R. y Anderberg, A.A. Phylogenetic analysis of sexual systems in Inuleae (Asteraceae). *American Journal of Botany* 96:1011-1019.
- Willson, M.F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113:777-790.
- Yampolsky, C. y Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex form in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica* 3:1-62.
- Wyatt, R. 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany* 69:585-594.

RUBÉN TORICES

Evolución de los sistemas sexuales no hermafroditas en Asteraceae

Tesis Doctoral

Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. Universidad Rey Juan Carlos. Móstoles. Madrid.

Febrero 2009.

Dirección: Marcos Méndez Iglesias y José María Gómez Reyes

Publicaciones resultantes de la tesis:

Torices, R. y Anderberg, A. A. (2009) Phylogenetic analysis of sexual systems in Inuleae (Asteraceae). *American Journal of Botany* 96: 1011-1019.